

TENEUR EN PIGMENTS ET ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE COMPARÉES DE DIVERSES ALGUES MACROPHYTES DE LA ZONE INTERTIDALE DE ROSCOFF

Guy LEVAVASSEUR*

RÉSUMÉ. — Les teneurs en chlorophylle a (Chl.a) et en pigments photosynthétiques complémentaires (Chl.b, Chl.c ou phycoerythrine = R.PE) d'une vingtaine d'Algues macrophytes représentatives des 3 Classes (Chlorophycées, Rhodophycées, Rhodophycées) de la zone intertidale ont été étudiées en vive-eau de printemps. Parallèlement, leur activité photosynthétique a été mesurée au laboratoire sous conditions standard. Cette dernière est exprimée en $\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{M.S.} \cdot \text{h}^{-1}$ et en $\text{mg O}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{Chl.a} \cdot \text{h}^{-1}$.

Au cours de cette étude, la teneur en Chl.a et l'activité photosynthétique d'une algue donnée sont apparues indépendantes de sa position systématique. En revanche, ces deux caractéristiques semblent liées à la morphologie et la structure des thalles, leur vitesse de croissance et leur durée de vie (espèces annuelles ou pérennantes).

Par ailleurs, pour chacune des Classes étudiées, les variations respectives des rapports Chl.a/chl.b, Chl.a/Chl.c et R.PE/Chl.a sont discutées.

ABSTRACT. — The pigment content and the relative amounts of chlorophyll a (Chl.a) and complementary photosynthetic pigments (Chl.b, Chl.c or phycoerythrine = R.PE) of various seaweeds belonging to the 3 Classes (Chlorophyceae, Rhodophyceae and Pheophyceae) prevailing in the intertidal area were studied in spring-tide period (March). At the same time, their photosynthetic activities were recorded under standard laboratory conditions; these are expressed as $\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{dry weight} \cdot \text{h}^{-1}$ and $\text{mg O}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{Chl.a} \cdot \text{h}^{-1}$.

From this study, it appeared that Chl.a content and net photosynthesis of any considered species was unrelated to its taxonomic position. In contrast, a good relationship was observed between both considered characteristics and the thallus morphology and structure, the growth rate and the life span (annual or perennial species).

Changes in the Chl.a:Chl.b, Chl.a:Chl.c and R.PE:Chl.a ratios of the three Classes respectively were discussed.

MOTS CLÉS : activité photosynthétique, pigments chlorophylliens, algues macrophytes.

INTRODUCTION

Depuis que MANN (1973) a mis en évidence le rôle joué par les Algues macrophytes dans la production marine, les mesures d'activité photosynthétique de ces végétaux ont suscité de nombreux travaux. Les résultats obtenus

* Station biologique, CNRS LP 4601 & Université P. & M. Curie, 29211 Roscoff.

sont toutefois difficilement comparables entre eux dans la mesure où les conditions expérimentales sont elles-mêmes très variées : paramètres expérimentaux différents (température, éclairage, salinité, durée d'incubation), techniques différentes (mesures du dégagement d'oxygène ou de l'incorporation du CO_2), expériences « in situ » ou au laboratoire en milieu contrôlé, mesures sur des thalles entiers (ou des fragments) immergés ou non...

Cependant, en assimilant la fronde des algues à une population de cellules photosynthétiques contenues dans une « matrice structurale », KANWISHER (1966) avait remarqué que les thalles massifs, qui présentent un rapport composants structuraux/cellules photosynthétiques élevé, dégagent moins d'oxygène que les formes fines. L'hypothèse d'une relation entre la morphologie des grandes algues et leur activité photosynthétique rapportée à la surface ou à la masse de matière sèche a été clairement établie pour la première fois par LITTLER & MURRAY (1974; 1977). L'activité photosynthétique serait d'autant plus faible que la morphologie est complexe. Sur les bases de cette relation, morphologie : activité photosynthétique, LITTLER et ses collègues ont divisé les grandes Algues marines en différents groupes morphologiques afin d'étudier les stratégies évolutives et d'établir des modèles prédictifs de production (LITTLER & LITTLER, 1980; 1981; 1984; LITTLER & ARNOLD, 1982; LITTLER et al., 1983).

Les algues macrophytes benthiques peuvent constituer, tout particulièrement sur les côtes de la Manche occidentale, des formations denses et développées. Leur productivité photosynthétique reste encore méconnue. Aussi il nous a semblé intéressant de dresser un bilan comparatif de la teneur en pigments chlorophylliens et de la capacité photosynthétique d'une vingtaine d'espèces de macrophytes les plus communes de la zone littorale de Roscoff à une période de l'année où la végétation algale est en plein développement et présente une croissance active.

Cette première approche, outre l'obtention de données chiffrées concernant les Algues de cette région, doit nous permettre d'étendre éventuellement les conclusions de LITTLER et son équipe.

Par ailleurs, si la Chl *a* est une caractéristique commune à l'ensemble des végétaux photosynthétiques, la capture de l'énergie lumineuse est améliorée dans la plupart des Embranchements, par la présence d'autres pigments appelés « complémentaires » ou « accessoires ». Leur présence essentielle au sein de l'antenne collectrice nous a amené, bien qu'ils soient différents dans chaque Classe d'Algue, à évaluer leur importance relative par rapport à la Chl *a*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Espèces étudiées

Une vingtaine d'espèces algales appartenant aux trois principales Classes de macrophytes (Chlorophycées¹, Phéophycées, Rhodophycées) ont été rete-

1. Le terme « Chlorophycée » est utilisé dans cet article dans son sens le plus large et non dans le sens plus restreint que lui attribue une récente classification des Chlorophycées

TABLEAU I. — Liste des espèces étudiées

CHLOROPHYCOPHYTES	Abréviations	Localisation de récolte
<i>Ulva</i> sp.	U. sp. (chen) U. sp. (prof.)	chenal infralittorale
<i>Enteromorpha compressa</i> (Linné) Greville	E. c.	médiolittorale
<i>Codium fragile</i> (Suringar) Hariot	C. f.	infralittorale
PHEOPHYCOPHYTES		
<i>Pelvetia canaliculata</i> (Linné) Decaisne & Thuret	P. c.	médiolittorale
<i>Fucus vesiculosus</i> Linné	F. v.	médiolittorale
<i>Fucus serratus</i> Linné	F. s.	médiolittorale
<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt	S. m.	médiolittorale
<i>Cystoseira baccata</i> (Gmelin) Silva	C. b.	chenal
<i>Cystoseira tamariscifolia</i> (Hudson) Papenfuss	C. t.	chenal
<i>Colpomenia peregrina</i> (Sauvageau) Hamel	C. p.	chenal
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux	D. p.	infralittorale
<i>Halidrys siliquosa</i> (Linné) Lyngbye	H. s.	infralittorale
<i>Himantalia elongata</i> (Linné) S. F. Gray	H. e.	chenal
RHODOPHYCOPHYTES		
<i>Porphyra umbilicalis</i> (Linné) Kützting	P. u.	médiolittorale
<i>Palmaria palmata</i> (L.) O. Kuntze	P. p.	chenal
<i>Polysiphonia nigrescens</i> (Dillwyn) Greville	P. n.	chenal
<i>Rhodomela confervoides</i> (Hudson) Silva	R. c.	chenal
<i>Hypoglossum woodwardii</i> Kützting	H. w.	infralittorale
<i>Plocamium cartilagineum</i> (L.) Dixon	Pl. c.	infralittorale
<i>Corallina elongata</i> Ellis & Solander (= <i>C. mediterranea</i> , Areschoug)	C. m.	chenal
<i>Corallina officinalis</i> Linné	C. o.	chenal

(Chen. : chenal; prof. : profondeur)

nues pour cette étude comparative (Tableau I). Celles-ci ont été choisies parmi les plus communes de la zone littorale, tout en offrant divers degrés de complexité tant morphologique que biologique.

En ce qui concerne le genre *Ulva*, les expériences ont porté sur des thalles correspondant à l'espèce la plus fréquemment présente dans le chenal de l'île verte face au laboratoire. Cette espèce a longtemps été nommée *Ulva lactuca* L.

selon laquelle les Algues vertes de cette étude appartiendraient à la Classe des Ulvophycées (MATTOX & STEWART, 1984).

(FELDMANN, 1954; BLIDING, 1968). Des travaux récents mettant en relief la difficulté de détermination des Ulves de Roscoff (DE REVIERS, 1982, 1984; HOEKSEMA & VAN DEN HOEK, 1983) nous ont conduit à désigner cette espèce sous le nom de *Ulva* sp.

Les Laminariales ont été écartées de cette étude comparative à cause de la taille de leur thalle incompatible avec le dispositif de mesure de la photosynthèse.

Protocole d'échantillonnage

Les thalles ont été récoltés sur la grève à marée basse en période de vive-eau et rapportés aussitôt au laboratoire. Seuls les thalles en bon état et représentatifs de la population sont conservés, nettoyés, débarrassés de leur épiphytes et maintenus en eau de mer courante jusqu'à l'expérimentation. Celle-ci a lieu généralement le jour même, voire le lendemain, à un moment où le biotope d'origine est immergé. Les thalles d'*Ulva* sp. de profondeur vivant dans l'infra-littoral ont été récoltés en plongée sur fonds de maerl.

Mesures d'activité photosynthétique

L'activité photosynthétique des diverses espèces a été mesurée par méthode polarographique, sous conditions expérimentales constantes (température : $15 \pm 0,1$ °C, durée d'incubation : 3 h, volume d'incubation : 2150 ml d'eau de mer filtrée sur Millipore 0.45 μ), en suivant le protocole décrit par LEVAVASSEUR & GIRAUD (1982). Dans le cas présent, les conditions d'éclairement étaient quelque peu modifiées (banc de 12 rampes fluorescentes TEST TRUE-LITE de 165 W chacune, produisant au niveau des thalles un flux de photons de l'ordre de $1600 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, soit une énergie d'environ $320 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ (mesures effectuées entre 400 et 700 nm (P.A.R.) avec un radiomètre quantomètre LICOR 188B).

Périodiquement, afin de contrôler la précision de l'étalonnage de l'électrode à O_2 , des dosages de l'oxygène dissous de l'eau de mer en début et en fin d'expérience sont réalisés par la méthode chimique de Winkler.

Les valeurs de photosynthèse nette mentionnées pour chaque espèce sont rapportées à la masse de matière sèche ou à la quantité de Chl.a; elles représentent la moyenne de huit mesures sur quatre thalles différents.

La masse de matière sèche (MS) est obtenue après un séjour à l'étuve à 105 °C jusqu'à l'obtention d'un poids constant (environ 24 h). La masse de matière organique sèche (MOS) des algues calcaires est calculée après passage des échantillons, préalablement séchés à l'étuve, dans un four à moufle à 450 °C pendant 24 heures.

Dosage des chlorophylles et de la R-phycoerythrine (R-PE)

Les extractions pigmentaires sont effectuées sur des parties aliquotes d'échantillons expérimentaux utilisés lors de chaque mesure d'activité photosynthétique selon une procédure décrite préalablement (LEVAVASSEUR, 1980). Les teneurs en Chl.a, Chl.b et Chl.c ont respectivement été évaluées à partir des

densités optiques des extraits bruts en utilisant les équations données par ARNON (1949) pour les Chlorophycées et par JEFFREY & HUMPHREY (1975) pour les Phéophycées. Les teneurs en R-phycoerythrine (R-PE) des Rhodophycées ont été calculées après extraction aqueuse en se basant sur le coefficient d'extinction de cette biliprotéine donné par O'CARRA (1965).

Les valeurs pigmentaires mentionnées pour chaque espèce représentent la moyenne d'au moins 5 dosages.

RÉSULTATS

A. Teneurs en pigments des espèces étudiées

1) Comparaison des teneurs en Chla

Les résultats obtenus ont été rassemblés Fig. 1. Les teneurs en Chla de l'échantillonnage étudié vont de 2,12 à 8,42 mg Chla/g MS. Les valeurs minimales concernent aussi bien les Rhodophycées (*Plocamium* = $2,12 \pm 0,21$ mg Chla/g MS) que les Phéophycées (*Colpomenia* = $2,18 \pm 0,25$). Les teneurs les plus élevées en Chla sont mesurées aussi bien sur des Chlorophycées (*Ulva* = $8,33 \pm 0,83$) que des Phéophycées (*Dictyota* = $8,40 \pm 0,47$). On constate qu'il n'y a aucune relation entre la teneur en Chla et l'appartenance à tel ou tel groupe systématique.

En revanche, les thalles en lames sont plus riches en chlorophylle a que les thalles massifs. Ainsi, *Ulva sp.* et *Dictyota dichotoma* possèdent plus de Chla.g⁻¹ MS que *Codium fragile*, *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* ou *Halidrys siliquosa*.

En outre, les thalles à croissance rapide (*Ulva sp.*, *Enteromorpha compressa*, *Sargassum muticum*, *Dictyota dichotoma*, *Himantalia elongata*...) renferment plus de Chla que ceux à croissance lente (*Codium fragile*, *Fucus serratus*, *F. vesiculosus*, *Cystoseira baccata*, *Halidrys siliquosa*...); toutefois, le cas de *Cystoseira tamariscifolia* ne semble pas suivre cette règle.

Par ailleurs, les algues jeunes contiennent moins de Chla que les thalles adultes (*Palmaria palmata*). C'est également le cas pour les espèces en pleine période de croissance (en mars, des algues comme *Colpomenia peregrina* et *Plocamium cartilagineum* sont à l'état de jeunes pousses dans la végétation).

Enfin, les algues calcaires (*Corallina officinalis*, *C. elongata*) possèdent peu de Chla si la teneur de celle-ci est rapportée à la masse de MS. alors qu'elles semblent en posséder autant que les algues non calcifiées, telles *Porphyra umbilicalis* ou *Palmaria palmata*, si la Chla est rapportée à la masse de MOS.

2) Analyse des rapports pigmentaires (Fig. 2)

a) rapports chlorophylliens des Chloro- et des Phéo-phytophytes

Chez les Chlorophycophytes, on observe une bonne corrélation entre le rapport Chla/Chlb et la localisation médiolittorale ou infralittorale. Le rapport Chla/Chlb est d'autant plus faible que l'algue étudiée vit en profondeur ou dans un site ombragé. Les faibles valeurs obtenues, entre 1,2 et 1,8 traduisent la

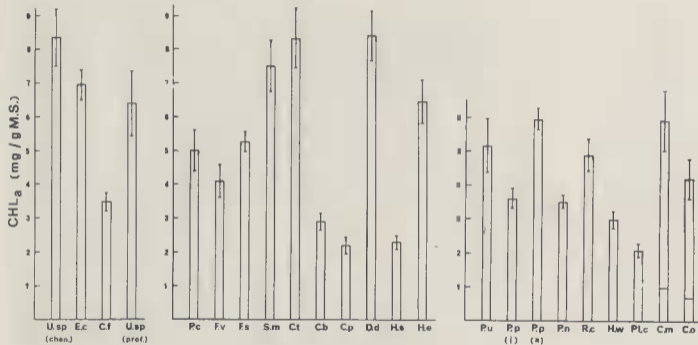


Fig. 1 - Teneurs en chlorophylle a (ChLa) des diverses espèces étudiées.
(j) = jeunes; (a) = adultes; pour les autres abréviations, voir tableau 1.

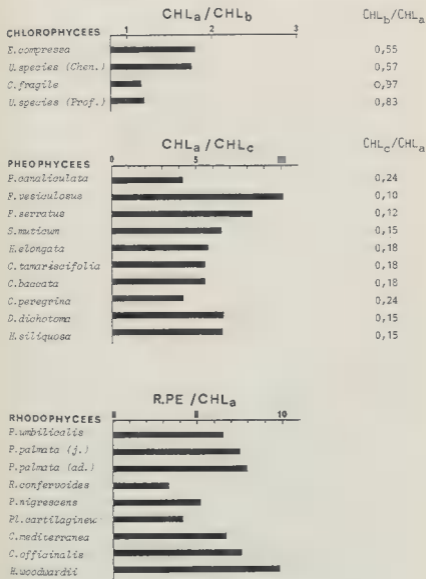
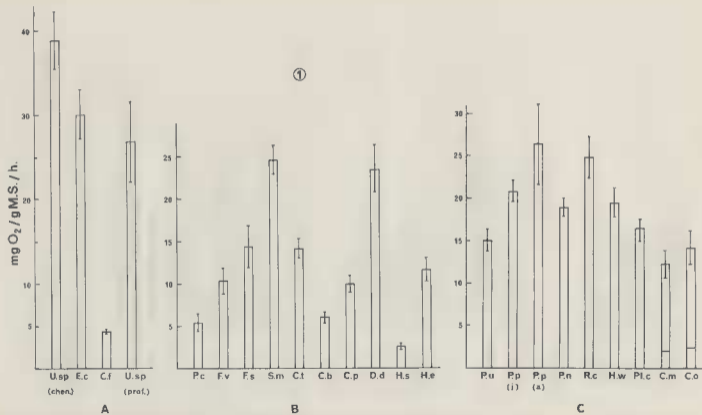


Fig. 2 - Valeurs des différents rapports pigmentaires des exemples étudiés.
(mêmes légendes que fig. 1).



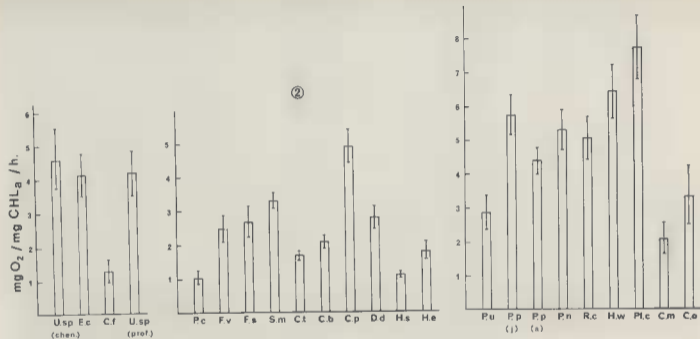


Fig. 3 — Activité photosynthétique, sous conditions expérimentales standard au laboratoire, des différents exemples étudiés.
 1 - en fonction de la masse de matière sèche. 2 - en fonction de la teneur en Chla.
 (mêmes légendes que fig. 1).

richesse des Chlorophycophytes étudiés en Chlb.

Chez les Phéophycées, hormis le cas de *Pelvetia canaliculata* qui vit en très haut niveau, le rapport Chla/Chlc de notre échantillonnage apparaît globalement en corrélation avec la position de l'algue dans l'étagement; il est d'autant plus élevé que l'algue vit en haut niveau dans la zone médiolittorale; ses valeurs, comprises entre 4 et 10, sont toujours supérieures à celles du rapport Chla/Chlb des Chlorophycophytes.

A la lumière de ces résultats, il apparaît que les Chl «complémentaires» ont une importance relative moindre chez les Phéophycées que chez les Chlorophycées étudiées.

b) rapport R-PE/Chla des Rhodophycophytes

En ce qui concerne les Rhodophycées, toutes les espèces étudiées proviennent, à l'exception de *Porphyra*, de l'infralittoral ou de la base du médiolittoral. Les algues de profondeur ont un rapport R-PE/Chla supérieur à celui des algues de haut niveau bathymétrique. Ici, cet aspect est atténué par différents facteurs (croissance, reprise de végétation, etc...). Ainsi, les thalles de *Placomium*, à l'état de jeunes pousses au moment des expériences, et les jeunes *Palmaria palmata* possèdent un rapport R-PE/Chla plus faible que les thalles adultes de même niveau; les valeurs de ce rapport, comprises entre 3,5 et 10, soulignent l'importance relative des phycoerythrine par rapport à la Chla chez les Rhodophycées.

B. Activité photosynthétique sous conditions standard

Les mesures de dégagement d'oxygène par les diverses espèces ont été réalisées sous conditions expérimentales identiques constantes. L'activité photosynthétique est rapportée soit à la matière sèche (MS) soit à la quantité de Chla (Fig. 3).

1) Exprimée en fonction de la matière sèche

Selon l'espèce considérée, la photosynthèse nette varie de 2,5 (*Halidrys siliquosa*) à environ 38 mg d'O₂/g MS/h (*Ulva sp.*), soit un facteur de variation de l'ordre de 15. Les plus fortes activités photosynthétiques ont été enregistrées pour les genres *Ulva*, *Enteromorpha*, *Palmaria*, *Sargassum*, *Rhodomela*, *Dictyota* (Fig. 3. 1) : il n'apparaît donc aucune relation entre l'activité d'une algue et son appartenance à tel ou tel groupe systématique.

En revanche, la photosynthèse nette est d'autant plus forte que la durée de vie est courte et la croissance rapide; ainsi, la photosynthèse nette d'*Ulva* (vie courte) est supérieure à celle de *Codium* (croissance lente). De même, *Pelvetia canaliculata*, *Fucus*, *Cystoseira*, *Halidrys*, dont la croissance est lente, ont une activité photosynthétique inférieure à celle de *Dictyota dichotoma* et *Sargassum muticum* qui ont une vie courte ou une croissance rapide.

Une relation entre la photosynthèse nette et la morphologie des thalles semble se dégager des résultats obtenus. En effet, il apparaît que les thalles en lame ont une activité photosynthétique supérieure à celle des thalles branchus :

Ulva > *Codium*; *Dictyota* > *Himanthalia*; *Cystoseira* > *Pelvetia*; le cas de *Porphyra* est une exception mais cette algue vit dans un biotope différent (haut niveau).

2) Exprimée en fonction de la quantité de Chl_a

Dans ce cas (Fig. 3. 2), on constate que la majorité des Rhodophycées étudiées possèdent pour la période de mesure (mars) une capacité photosynthétique globalement supérieure à celle des autres Classes. Ceci doit être lié au fait que l'essentiel des Rhodophycées examinées sont à l'état de jeunes pousses dans la nature, ou sont en pleine période de croissance.

L'activité photosynthétique rapportée à la quantité de Chl_a permet de mettre en évidence une relation entre la capacité photosynthétique d'une algue et sa croissance. Parmi les macrophytes étudiés ceci concerne non seulement la plupart des Rhodophycées mais aussi *Ulva* et *Enteromorpha* chez les Ulvophycées, *Colpomenia* et *Sargassum* chez les Phéophycées. Toutes ces algues possèdent en mars une activité photosynthétique, rapportée à la Chl_a, supérieure à celle des algues à croissance lente (Fucales, *Codium*) et pérennantes.

DISCUSSION

Cette étude comparative portant sur une vingtaine d'espèces met en relief une grande variabilité interspécifique des caractéristiques photosynthétiques et pigmentaires des macrophytes.

Les présents résultats concernant l'activité photosynthétique rapportée à la masse de matière sèche s'accordent avec les observations antérieures de plusieurs auteurs. Selon KANWISHER (1966), LITTLER & MURRAY (1974; 1977), BRINKHUIS (1977), BUESA (1977), WALENTINUS (1978) et LITTLER & ARNOLD (1982), la productivité primaire d'une espèce est indépendante de son appartenance à tel ou tel groupe systématique. Nos résultats vont tout à fait dans ce sens et sont ainsi en contradiction avec ceux de JOHNSTON (1969), ces derniers tendant à prouver que les Phéophycées sont beaucoup plus productives que les Chlorophycées et les Rhodophycées. De même, l'existence d'une relation entre la morphologie (ou la structure) d'un thalle et son activité photosynthétique, relation mise en évidence et démontrée pour de nombreuses espèces de Californie par LITTLER et son équipe, se trouve confirmée ici pour les macrophytes de la Manche occidentale.

Par ailleurs, une convergence entre les périodes de croissance et celles de forte activité photosynthétique a été mise en évidence par KING & SCHRAMM (1976). De même, LITTLER & MURRAY (1974) ont observé que la photosynthèse nette, rapportée à la matière sèche, était plus élevée chez les algues à vie courte ou annuelles que chez les algues pérennantes. Cette relation est d'autant plus justifiée qu'il est admis à présent que la majorité des algues annuelles à croissance rapide présentent un rapport surface/volume plus élevé que les algues pérennantes qui possèdent généralement un thalle massif, voire encroûtant, et une croissance lente (LITTLER & LITTLER, 1980).

Puisque des algues telles qu'*Ulva* sp. ou *Enteromorpha compressa*, qui possèdent un thalle bistrématique dont toutes les cellules sont assimilatrices, dégagent plus d'oxygène par unité de MS que *Palmaria palmata* et *Corallina elongata* (Fig. 3. 1), dont seules les couches externes du thalle possèdent des plastides développés, on peut penser que les différences interspécifiques d'activité photosynthétique sont liées à leurs teneurs respectives en pigments chlorophylliens. Cette hypothèse nous a conduit à comparer les teneurs en Chl_a des diverses espèces de notre échantillonnage.

Les concentrations en Chl_a mesurées au cours de ce travail (Fig. 1) sont légèrement supérieures mais toujours du même ordre de grandeur que celles indiquées par WALLENTINUS (1978) pour les macrophytes de la Baltique. Nous avons également constaté que les thalles massifs, contenant beaucoup de tissus de structure, possèdent moins de Chl_a que les thalles minces chez lesquels le rapport surface/volume est élevé et où presque toutes les cellules sont assimilatrices.

Très peu de bilans comparatifs de la concentration pigmentaire de différents genres ont été dressés : les teneurs en Chl_a étant essentiellement mesurées dans le but de servir d'unité de référence à la productivité photosynthétique. Au-delà des variations spécifiques, l'intérêt s'est plutôt porté sur les conditions susceptibles de modifier la concentration pigmentaire. Cette dernière varie largement avec l'âge, les conditions de croissance et l'état physiologique (pour revue voir : RABINOWITCH, 1945; MEEKS, 1974). A ces divers paramètres s'ajoute, pour les macrophytes benthiques, la localisation dans l'étagement (RAMUS et al. 1976a; 1976b; LEVAVASSEUR, 1977; 1980). Le contenu chlorophyllien de nombreuses algues s'avère, dans certaines limites, inversement proportionnel à l'intensité d'éclairement (RABINOWITCH, 1945; BROWN & RICHARDSON, 1968; ZAVODNIK, 1973a; 1973b; LEVAVASSEUR, 1980; ROSENBERG & RAMUS, 1982).

Quoi qu'il en soit, outre les variations décrites ci-dessus, les résultats obtenus montrent clairement que la teneur en Chl_a d'une algue dépend aussi, partiellement, de la structure du thalle. En cela, les conclusions de LITTLER concernant l'activité photosynthétique/MS sont également applicables à la teneur en Chl_a.

Rapportée non plus à la biomasse mais à la quantité de Chl_a, l'activité photosynthétique (appelée « indice photosynthétique » par les anglo-saxons) de notre échantillonnage, présente toujours des variations interspécifiques, montrant par là que dégagement d'oxygène/MS et teneur en Chl_a ne sont pas parfaitement corrélés. Toutefois, l'amplitude de ces variations apparaît moins marquée que celles affectant la photosynthèse nette/MS, ce qui est en accord avec WALLENTINUS (1978). Si l'indice photosynthétique des genres dont le thalle est en lame ou finement ramifié (*Ulva*, *Enteromorpha*, *Colpomenia*, *Plocamium*) est plus élevé que celui des thalles massifs (*Codium*, *Pelvetia*, *Corallina*), il est toutefois largement dépendant de l'état physiologique des thalles ou de facteurs externes susceptibles d'affecter la photosynthèse nette ou la teneur en pigments. Or, il est désormais admis que les variations de l'indice photosynthétique traduisent des modifications de l'unité photosynthétique, en particulier de la taille

de l'antenne collectrice (BOARDMAN, 1977; RAMUS, 1981). Cet aspect nous a conduit à examiner en détail l'importance relative du principal pigment accessoire par rapport à la Chla.

Les valeurs du rapport Chla/Chlb obtenues au cours de ce travail sont faibles et confirment celles mentionnées pour *Ulva sp.* et *U. olivascens* (LEVAVASSEUR, 1980). Celles indiquées dans la littérature pour diverses Chlorophycées ont été reportées à titre de comparaison dans le Tableau II, A. On note que ce rapport, généralement compris entre 1,0 et 1,8 est nettement inférieur à celui (de l'ordre de 2,8 - 3,4) mesuré habituellement chez les Végétaux supérieurs (RABINOWITCH, 1945; STRAIN et al., 1971).

KEAST & GRANT (1976) considéraient que les algues vertes siphonnées présentaient un rapport Chla/Chlb significativement inférieur à celui des autres Chlorophycophytes et des Végétaux supérieurs. Selon NAKAMURA et al. (1976), des rapports Chla/Chlb inférieurs ou égaux à 2,0 sont une caractéristique générale de l'ensemble des grandes Chlorophycophytes marines benthiques. Or, les Chlorophycophytes planctoniques marines présentent également un rapport Chla/Chlb voisin de 2,0 (WOOD, 1979), tandis que leurs homologues d'eau douce possèdent, quant à elles, un rapport Chla/Chlb voisin de celui des Végétaux supérieurs terrestres (Tableau II, A). Il en est de même pour les Phanérogames marines (Tableau II, A). Nos résultats, ainsi que les données déjà publiées, montrent que les algues marines possèdent un rapport Chla/Chlb inférieur à celui des autres végétaux contenant de la Chlb, même à celui des plantes « d'ombre » où le rapport est de 2,0 - 2,5 (ANDERSON et al., 1973).

Afin d'expliquer les faibles valeurs du rapport Chla/Chlb des Algues marines, WOOD (1979) avait émis l'hypothèse que ces végétaux possédaient un complexe antennaire contenant légèrement plus de Chlb que le Chla. La séparation des divers complexes pigmentaires de plusieurs Ulvophycées (*Codium*, *Ulva*, *Bryopsis*, *Enteromorpha*, ...) nous a permis de démontrer l'exactitude de l'hypothèse de WOOD : le rapport Chla/Chlb de leur principal complexe antennaire étant compris entre 0,6 et 0,8 (LEVAVASSEUR, 1986).

Par ailleurs, outre les variations interspécifiques du rapport Chla/Chlb décrites par YOKOHAMA (1973), YOKOHAMA & MISONOU (1980) ont mis en évidence des variations intraspécifiques liées aux conditions d'éclairement caractéristiques du lieu de récolte. Les rapports Chla/Chlb des genres étudiés (Fig. 2) corroborent ces observations.

Les valeurs du rapport Chla/Chlc des Phéophycées étudiées sont du même ordre de grandeur que celles mesurées, par différents auteurs, sur des Algues à Chlc; les Phéophycées et les Diatomées (Tableau II, B). Bien que présentant de grandes variations interspécifiques, les Phéophycées possèdent globalement un rapport Chla/Chlc supérieur à celui des Bacillariophycées. Cependant, il faut garder à l'esprit que nos mesures ont été réalisées sur des thalles d'espèces différentes, récoltées au cours d'une même marée à Roscoff, tandis que les rapports indiqués dans le tableau II, B. correspondent à des algues provenant de diverses origines géographiques et pour lesquelles ni le biotope, ni la période ne sont précisés. De ce fait, il apparaît difficile de retrouver certaines relations,

TABLEAU II. — Rapports pigmentaires. Valeurs indiquées par différents auteurs. A) Rapport Chl.a/Chl.b de quelques Chlorophycées et Phanérogames marines; B) Rapport Chl.a/Chl.c de quelques Phéophycées et Bacillariophycées. C) Rapport R-PE/Chl.a de quelques Rhodophycées.

A) CHLOROPHYCOPHYTES (Chl.a/Chl.b)

Chlorophycées benthiques

<i>Acetabularia mediterranea</i>	1,2	Apel et al., 1975
<i>Bryopsis</i> sp.	1,37	Yokohama et Misonou, 1980
<i>Bryopsis plumosa</i>	1,71	Keast & Grant, 1976
<i>Caulerpa cactoides</i>	1,62	Anderson et al., 1980
<i>Caulerpa longifolia</i>	1,47	Keast & Grant, 1976
<i>Cladophora</i> sp.	1,80	Yokohama, 1973
<i>Cladophora wrightiana</i>	1,30	Yokohama, 1973
<i>Codium fragile</i>	1,50	Benson & Coob, 1981
<i>Codium fragile</i>	1,23	Yokohama et Misonou, 1980
<i>Enteromorpha compressa</i>	1,85	Yokohama et Misonou, 1980
<i>Monostroma nitidum</i>	2,13	Yokohama et Misonou, 1980
<i>Ulva fenestrata</i>	1,09-1,71	Titlyanov, 1978
<i>Ulva lactuca</i>	1,49-2,12	Ramus et al., 1976
<i>Ulva olivascens</i>	1,12-1,38	Levassesseur, 1980

Chlorophycées du phytoplancton marin

<i>Chlorella salina</i>	1,41	Riley & Segar, 1969
<i>Chlorella capsulata</i>	1,74	Wood, 1979
<i>Dunaliella tertiolecta</i>	1,12	Jeffrey, 1968
<i>Nannochloris atomus</i>	2,02	Jeffrey, 1961
<i>Pedinomonas atomus</i>	1,79	Ricketts, 1966

Chlorophycées d'eau douce

<i>Chlorella</i> sp.	2,80	Nakamura et al., 1976
<i>Scenedesmus obliquus</i>	3,00	Nakamura et al., 1976

Phanérogames marins

<i>Zostera marina</i>	2,85	Levassesseur, (non publié)
<i>Heterozostera tasmanica</i>	2,94	Keast & Grant, 1976

B) PHÉOPHYCOPHYTES et BACILLARIOPHYCÉES (Chl.a/Chl.c)

Phéophycées

<i>Colpomenia sinuosa</i>	8,09	Jeffrey, 1972
<i>Cystoseira baccata</i>	5	Giraud, 1983
<i>Fucus vesiculosus</i>	19	Ramus, 1983
<i>Fucus vesiculosus</i> (culture)	14	Giraud, 1983
<i>Laminaria saccharina</i>	5,90	Alberte et al., 1981
<i>Macrocystis integrifolia</i>	4,00	Smith et al., 1983
<i>Dictyota dichotoma</i>	7,80	Ramus, 1983

Bacillariophycées

<i>Chaetoceros danicum</i>	3,2	Perry et al., 1981
<i>Chaetoceros gracile</i>	4,2-6,2	Perry et al., 1981
<i>Pheodactylum tricornutum</i>	5,83	Caron, 1983
<i>Skeletonema costatum</i>	4,88	Jeffrey, 1972
<i>Skeletonema costatum</i>	4,73	Neveux, 1982

C) RHODOPHYCOPHYTES (R-PE/Chl.a)

<i>Acrochaetium daviesii</i>	14,91	Van der Velde, 1977
<i>Acrochaetium virgatulum</i>	5,04	Van der Velde, 1977
<i>Ceramium rubrum</i>	4,18	Van der Velde, 1977
<i>Corallina mediterranea</i>	1,47-6,60	Levvasseur, 1977
<i>Corallina officinalis</i>	4,47-7,43	Levvasseur, 1977
<i>Dasya pedicellata</i>	8,59	Van der Velde, 1977
<i>Dumontia incrassata</i>	6,10	Van der Velde, 1977
<i>Eucheuma isiforme</i>	3,5-20	Moon & Dawes, 1976
<i>Gracilaria compressa</i>	7,76	Calabrese & Felicini, 1973
<i>Gracilaria tikvahiae</i>	6,4	Ramus & van der Meer, 1983
<i>Gracilaria tikvahiae</i>	3,75-18,00	Bird et al., 1982
<i>Gracilaria foliifera</i>	5,45	Rosenberg & Ramus, 1982
<i>Polyides rotundus</i>	6,35	Levvasseur, 1977

mises en évidence dans cette étude, entre le rapport Chl.a/Chl.c et l'environnement lumineux.

De toutes façons, la diminution du rapport Chl.a/Chl.c lorsque l'éclairement diminue, ne constitue pas une règle générale (NEVEUX, 1982). Certaines Diatomées et Chrysophycées présentent une hausse ou une stabilité de leur rapport Chl.a/Chl.c en fonction de ce facteur (PERRY et al., 1981).

Pour une espèce donnée, les variations du rapport Chl.a/Chl.c apparaissent moins marquées que celles concernant le rapport Chl.a/Chl.b des Chlorophycées. Or chez les Phéophycées et les Diatomées, deux types de complexes collecteurs d'énergie ont été mis en évidence : un complexe Chl.a-Chl.c et un complexe fucoxanthine-Chl.a (GUSTAFSON et al., 1979; BARRETT & ANDERSON, 1980; ALBERTE et al., 1981) et il est permis de penser que la photoadaptation de ces algues affecte essentiellement ce dernier type de complexe antennaire.

Les valeurs du rapport R-PE/Chl.a obtenues sur notre échantillonnage sont variables d'une espèce à l'autre et soulignent l'importance de la phycoerythrine vis-à-vis de la Chl.a chez les Rhodophycées. Le tableau II, C permet de les situer par rapport à d'autres travaux. Ainsi, nos valeurs s'inscrivent dans la fourchette indiquée par les différents auteurs. Pour une même espèce, de grandes variations du rapport R-PE/Chl.a peuvent être notées. Ces dernières sont essentiellement liées aux conditions d'éclairement dans le milieu naturel (CALABRESE, 1972; LEVAVASSEUR, 1977; RHEE & BRIGGS, 1977) ou expérimental (WAALAND et al., 1974; LAPOINTE et al., 1984).

Pour notre part, nous avons montré antérieurement (LEVAVASSEUR, 1977) que différentes espèces de *Corallina* vivant dans le même biotope présentaient des rapports R-PE/Chl.a voisins alors que ces mêmes espèces provenant de stations plus ou moins éclairées (zones médiolittorale ou infralittorale), présentaient un rapport R-PE/Chl.a significativement différent, les espèces de bas niveau possédant un rapport plus élevé.

Ainsi, quelle que soit la Classe considérée, l'importance relative du principal pigment accessoire est, contrairement à la photosynthèse nette, indépendante

de la structure des thalles. En revanche, elle est d'une part largement tributaire des facteurs du milieu, en particulier de l'éclairement, et d'autre part le relief de l'état physiologique des thalles.

L'examen de ces rapports pigmentaires ne constitue qu'une première approche des mécanismes de régulation de l'appareil pigmentaire des algues benthiques vis-à-vis de leur environnement et des incidences sur leur productivité photosynthétique.

Une meilleure compréhension des processus adaptatifs mis en jeu pourra être obtenue par une analyse détaillée (qualitative et quantitative) de la composition pigmentaire des complexes de l'antenne collectrice. Une telle étude, entreprise chez les Chlorophycées (LEVAVASSEUR, 1986). ■ en effet mis en évidence le rôle joué par l'ensemble des pigments collecteurs.

REMERCIEMENTS :

L'auteur tient à remercier Mme M. JONCOURT pour sa contribution aux dosages pigmentaires et le Dr. A. SOURNIA pour ses conseils et critiques lors de la rédaction du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBERTE R.S., FRIEDMAN A.L., GUSTAFSON D.L., RUDNICK M.S. & LYMAN H., 1981 — Light-harvesting systems of brown algae and diatoms. Isolation and characterization of chlorophyll a/c and chlorophyll a/fucoxanthin pigment-protein complexes. *Biochim. Biophys. Acta* 635 : 304-316.
- ANDERSON J.M., GOODCHILD D.J. & BOARDMAN N.K., 1973 — Composition of the photosystems and chloroplast structure in extreme shade plants. *Biochim. Biophys. Acta* 325 : 573-585.
- ARNON D.I., 1949 — Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* 24 : 1-15.
- BARRETT J. & ANDERSON J.M., 1980 — The P-700 chlorophyll a protein complex and two major light-harvesting complexes of *Acrocarpia paniculata* and other brown seaweeds. *Biochim. Biophys. Acta* 590 : 309-323.
- BLIDING C., 1968 — A critical survey of European taxa in Ulvales. II. *Ulva*, *Ulvaria*, *Monostroma*, *Kormmania*. *Bot. Not.* 121 : 539-629.
- BOARDMAN N.K., 1977 — Comparative photosynthesis of sun and shade planes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28 : 355-376.
- BRINKHUIS B.H., 1977 — Seasonal variations in salt marsh macroalgae photosynthesis. II. *Fucus vesiculosus* and *Ulva lactuca*. *Mar. Biol.* 44 : 177-186.
- BROWN J.S. & RICHARDSON F.L., 1968 — The effect of growth environment on the physiology of algae : Light intensity. *J. Phycol.* 4 : 38-54.
- BUESA R.J., 1977 — Photosynthesis and respiration of some tropical marine plants. *Aquat. Bot.* 3 : 203-216.
- CALABRESE G., 1972 — Research on red algal pigments. 2/ Pigments of *Petroglossum nicaeense* (Duby) Schotter (Rhodophyceae, Gigartinales) and their seasonal variations at different light intensities. *Phycologia*, 11 : 141-176.

- FELDMANN J., 1954 - Inventaire de la flore marine de Roscoff. Suppl. 6. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 152 p.
- GUSTAFSON D.L., FRIEDMAN A.L., RUDNIK M.S., LYMAN H. & ALBERTE R.S., 1979 - Light-harvesting pigment protein complexes from algae and diatoms : implications for the organization of the photosynthetic unit. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 156 : 636.
- HEOKSEMA B.W. & VAN DEN HOEK C., 1983 - The taxonomy of *Ulva* (Chlorophyceae) from the coastal region of Roscoff (Brittany, France). *Bot. Mar.* 26 : 65-86.
- JEFFREY S.W. & HUMPHREY G.F., 1975 - New spectrophotometric equations for determining chlorophyll a, b, c and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 167 : 191-194.
- JOHNSTON C.S., 1969 - The ecological distribution and primary production of macrophytic marine algae in the eastern Canaries. *Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol.* 54 : 473-490.
- KANWISHER J.W., 1966 - Photosynthesis and respiration in some seaweeds. In : BARNES H. *some contemporary studies in marine science*. London, Allen & Unwin Ltd., pp. 407-420.
- KEAST J.F. & GRANT B.R., 1976 - Chlorophyll a/b ratios in some siphonous green algae in relation to species and environment. *J. Phycol.* 12 : 328-331.
- KING R.J. & SCHRAMM W., 1976 - Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Mar. Biol.* 37 : 215-222.
- LAPOINTE B.E., DAWES C.J. & TENORE K.R., 1984 - Interactions between light and temperature on the physiological ecology of *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales, Rhodophyta). II. Nitrate uptake and levels of pigments and chemical constituents. *Mar. Biol.* 80 : 171-178.
- LEVAVASSEUR G., 1977 - Étude écophysiotogique de la composition pigmentaire de quelques Corallinacées. Rapport D.E.A., Algologie, Univ. Paris VI, 10 p.
- LEVAVASSEUR G., 1980 - Comportement photosynthétique de quelques macrophytes benthiques de la région de Roscoff. Intérêt écophysiotogique et incidence sur la productivité. Thèse Doct. 3ème Cycle, Paris VI, 78 p.
- LEVAVASSEUR G., 1986 - Plasticité de l'appareil pigmentaire des Algues marines macrophytes. Régulations en fonction de l'environnement. Thèse Doctorat État, Univ. Paris VI, 210 p.
- LEVAVASSEUR G. & GIRAUD G., 1982 - Modification de la photosynthèse nette d'une Ulve de Roscoff en fonction de la durée d'éclairement. *Physiol. Vég.* 20 : 143-154.
- LITTLER M.M., 1980 - Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae : Tests of a functional form hypothesis. *Bot. Mar.* 23 : 161-165.
- LITTLER M.M. & ARNOLD K.E., 1982 - Primary productivity of marine macroalgal functional form groups from southwestern North America. *J. Phycol.* 18 : 307-311.
- LITTLER M.M. & LITTLER D.S., 1980 - The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae : Field and laboratory tests of a functional model. *Amer. Naturalist* 116 : 25-44.
- LITTLER M.M. & LITTLER D.S., 1981 - Intertidal macrophyte communities from Pacific Baja California and the upper Gulf of California : relatively constant vs. environmentally fluctuating systems. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 4 : 145-158.
- LITTLER M.M. & LITTLER D.S., 1984 - Relationships between macroalgal functional form groups and substrate stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74 : 13-34.
- LITTLER M.M. & MURRAY S.N., 1974 - The primary productivity of marine macro-

- phytes from a rocky intertidal community. *Mar. Biol.* 27 : 131-135.
- LITTLER M.M. & MURRAY S.N., 1977 - Influence of domestic wastes on the structure and energetics of intertidal communities near Wilson Cove San Clemente Island. *California water resources Center. Technical Completion report Contribution*, 164 : 1-88.
- LITTLER M.M., LITTLER S.N. & TAYLOR P.R., 1983 - Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system : functional form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.* 19 : 229-237.
- MANN K.H., 1973 - Seaweeds : their productivity and strategy for growth. *Science, N.Y.* 182 : 975-981.
- MATTOX K.R. & STEWART K.D., 1984 - Classification of the green algae : a concept based on comparative cytology. In : IRVINE D.E.G. & JOHN D.M., *Systematics of the green algae*. Academic Press, London, pp. 29-72.
- MEEKS J.C., 1974 - Chlorophylls. In : STEWART W.D.P., *Algal Physiology and Biochemistry*. Oxford, Blackwell Scientific, pp. 161-175.
- NAKAMURA K., OGAWA T. & SHIBATA K., 1976 - Chlorophyll and peptide compositions in the two photosystems of marine green algae. *Biochim. Biophys. Acta*, 423 : 227-236.
- NEVEUX J., 1982 - *Pigments du phytoplancton. Composition et activité photochimique des chlorophylles. Signification écologique de la fluorescence in vivo de la chlorophylle a*. Thèse Doctorat État, Paris VI, 146 p.
- O'CARRA P., 1965 - Purification and N-terminal analysis of algal biliproteins. *Biochem. J.* 94 : 171-174.
- PERRY M.J., TALBOT M.C. & ALBERTE R.S., 1981 - Photoadaptation in marine phytoplankton : response of the photosynthetic unit. *Mar. Biol.* 62 : 91-101.
- RABINOWITCH E.I., 1945 - *Photosynthesis*. Vol. 1. Inter Science, New York, 595 p.
- RAMUS J., 1981 - The capture and transduction of light energy. In : LOBBAN C.S. & WYNNE M.J., *The Biology of Seaweeds. Botanical Monographs*, Vol. 17, Blackwell Scientific Publications, pp. 458-492.
- RAMUS J., BEALE S.I., MAUZERALL D. & HOWARD K.L., 1976a - Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as a function of water depth. *Mar. Biol.* 37 : 223-229.
- RAMUS J., BEALE S.I. & MAUZERALL D., 1976b - Correlation of changes in pigment contents with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. *Mar. Biol.* 37 : 231-238.
- REVIERS De B., 1982 - Détermination des espèces du genre *Ulva* de la région de Roscoff (synthèse bibliographique sommaire). *Bull. Trim. SESA*, 55 : 9-11.
- REVIERS De B., 1984 - Contribution à la taxinomie des Ulves de Roscoff. *Bull. Trim. SESA*, 59 : 4-6.
- RHEE C. BRIGGS W.R., 1977 - Some responses of *Chondrus crispus* to light. I. Pigmentation changes in the natural habitat. *Bot. Gaz.*, 138 : 123-127.
- ROSENBERG G. & RAMUS J., 1982 - Ecological growth strategies in the seaweeds *Gracilaria folifera* (Rhodophyceae) and *Ulva* sp. (Chlorophyceae): Photosynthesis and antenna composition. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 8 : 233-241.
- STRAIN H.H., COPE B.T. & SVEC W.A., 1971 - Procedures for the isolation, identification, estimation and investigation of the chlorophylls. In : SAN PIETRO A., *Methods in Enzymology*, XXIII Academic Press, New-York & London, pp. 452-476.
- WAALAND J.R., WAALAND S.D. & BATES G., 1974 - Chloroplast structure and pigment

- composition in the red alga *Griffithsia pacifica*. Regulation by light intensity. *J. Phycol.* 10 : 193-199.
- WALLENTINUS I., 1978 — Productivity studies on Baltic macroalgae. *Bot. Mar.* 21 : 365-380.
- WOOD A.M., 1979 — Chlorophyll a:b ratios in marine planktonic algae. *J. Phycol.* 15 : 330-332.
- YOKOHAMA Y., 1973 — Photosynthetic properties of marine benthic green algae from different depths in the coastal area. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 21 : 70-75.
- YOKOHAMA Y. & MISONOU T., 1980 — Chlorophyll a to b ratio in marine benthic green algae. *Jap. J. Phycol.* 28 : 219-223.
- ZAVODNICK N., 1973a — Seasonal variations in rate of photosynthetic activity and chemical composition of the littoral seaweeds common to north Adriatic. Part I. *Fucus virsoides* (Don.) J. Ag. *Bot. Mar.*, 16 : 155-165.
- ZAVODNIK N., 1973b — Seasonal variations in rate of photosynthetic activity and chemical composition of the littoral seaweeds common to north Adriatic. Part II. *Wrangiella penicillata* C. Ag. *Bot. Mar.* 16 : 166-170.